

La spirocystogénèse chez *Anemonia sulcata*

HOMOLOGIE ENTRE LA SPIROCYSTOGÉNÈSE ET LA NÉMATOGÉNÈSE

PAR

MME E. DE SAEDELEER-JACOBS

A. — Spirocystes et nématocystes.

Chez tous les Anthozoaires, à l'exception des Octocoralliaires, il existe une catégorie de capsules : les spirocystes, sur les caractères particuliers desquels BEDOT (1890), le premier, attira l'attention.

Quoique fondamentalement bâtis sur le type nématocystique, puisqu'ils en possèdent la capsule et le filament susceptible de protrusion, les spirocystes offrent cependant une somme de caractères distinctifs telle que BEDOT les sépara des nématocystes.

D'une façon générale, le nématocyste est formé d'une capsule contenant un tube, généralement différencié en une partie proximale dilatée : la hampe, et une partie distale plus étroite : le tube terminal. Les deux segments du tube peuvent être armés d'épines. Par des colorants très variés (dont le rouge neutre et le bleu de méthylène parmi les colorants vitaux), on arrive à colorer le contenu capsulaire, dans lequel baignent la hampe et le tube terminal incolores. D'autre part, les travaux de WEILL confirment que la décharge des nématocystes comporte l'évagination en doigt de gant du tube nématocystique entier.

Quant au spirocyste, sa capsule contient un tube uniforme, c'est-à-dire non différencié en hampe et tube terminal et dépourvu d'armature. Tout au plus présente-t-il, d'après WILL (1909), les crêtes hélicoïdales que l'on rencontre, probablement toujours, chez les nématocystes. Le contenu de la capsule d'un spirocyste adulte, quelque soit le colorant auquel on s'adresse, est réfractaire à la

coloration; par contre, le tube — ou plutôt son contenu — se laisse colorer énergiquement par les colorants tels que l'éosine, la fuchsine-acide, l'azocarmin, le trypanblau... BEDOT, enfin, est persuadé que le tube spirocystique est un organite plein qui sort de la capsule sans dévagination.

Les différences entre les nématocystes et les spirocystes seraient donc d'ordre morphologique (tube différencié et armé d'une part, tube uniforme et inerme d'autre part), d'ordre physico-chimique (colorabilité du contenu capsulaire et incolorabilité du tube d'une part, caractères inverses d'autre part), d'ordre physiologique (dévagination en doigt de gant d'une part, projection directe d'autre part).

WEILL (1934) a fait justice de l'argument morphologique. En effet, parmi les types variés de nématocystes, dont cet auteur est le seul à avoir entrepris une classification sensée, on en trouve ("atriches") qui sont à l'image des spirocystes, caractérisés par conséquent par l'absence de différenciation du tube et par l'état inerme. L'argument physiologique a été battu en brèche par WILL. Cet auteur apporte une documentation iconographique correspondant à divers stades de dévagination. De ses recherches l'auteur conclut : "Spirocysten gibt es gar nicht, und die als solche beschriebenen Kapseln sind Nematocysten wie andere auch...". WEILL fait cependant valoir un autre argument d'ordre physiologique pour maintenir la distinction entre nématocystes et spirocystes : s'il est vrai que, dans les deux cas, on observe statiquement des stades de dévagination, la décharge expérimentale n'a cependant jamais pu être provoquée chez les spirocystes, qui diffèrent en cela des nématocystes. Reste l'argument de colorabilité. La différence de comportement vis-à-vis des colorants entre les nématocystes et les spirocystes est absolue, comme ABRICQ (1904), WEILL et nous-mêmes avons pu nous en convaincre.

Nous avons pensé que des investigations comparées entre la nématogénèse et la spirocystogénèse fourniraient des précisions sur les affinités réciproques de ces deux formations. Un séjour prolongé au Laboratoire Arago à Banyuls-sur-mer, dirigé par le Professeur CHATTON, auquel nous tenons à exprimer notre gratitude pour l'accueil aimable et encourageant qu'il nous réserva pendant l'été 1938, nous a permis d'étendre des recherches non publiées, effectuées précédemment au Laboratoire de Biologie animale du Professeur BRIEN à Bruxelles, sur l'histologie et la nématogénèse de l'Hydre, aux Anémones de la Méditerranée. C'est le résultat de nos investigations que nous apportons ici.

B. — Spirocystogénèse.

I. — HISTORIQUE.

Très peu d'auteurs se sont occupés des spirocystes ; quelques uns seulement se sont intéressés à leur génèse, émettant à ce sujet des hypothèses plus fantaisistes les unes que les autres : rejet des capsules déchargées, suivi de leur néoformation (GARDINER, 1900) ; origine chromidienne (MOROFF, 1911) ; origine nucléaire par transformation directe du noyau (MATTHAI, 1914, d'après les préparations de GARDINER) ; génèse se résumant à un glossaire pompeux (DEHORNE, 1925).

Le travail important de WEILL (1934) ne se rapporte pas à la génèse des spirocystes, mais seulement à leur morphologie et à leur physiologie. Il contient cependant un résumé détaillé de nos connaissances relatives à leur génèse, auquel le lecteur voudra bien se référer.

II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. Matériel et technique.

Nous avons étudié plusieurs espèces d'Anémones provenant soit des abords immédiats du Laboratoire, soit de l'Aquarium du Laboratoire Arago ; elles ont fourni des résultats comparables. Comme nos investigations se sont plus particulièrement portées sur l'Anémone la plus favorable, par la taille des spirocystes et la clarté des images microscopiques, nous avons préféré restreindre nos descriptions et notre iconographie à cette seule espèce : *Anemonia sulcata* PENN.

Observation vitale. — Les résultats de l'observation des spirocystes in vivo, avec ou sans recours aux colorants vitaux, ont été négligeables par rapport à ce que donnent d'autres moyens d'investigation. Aussi y avons-nous renoncé par la suite.

Coupes — L'obligation dans laquelle on se trouve d'effectuer des coupes suffisamment épaisses pour avoir la totalité du tube nuit fortement à la clarté des images. L'avantage des coupes réside dans le fait que l'on obtient les cellules à leurs dimensions normales.

Frottis. — C'est la méthode de choix pour l'étude des spirocystes : elle permet la dissociation des éléments histologiques et, partant, l'analyse aisée des contenus cellulaires.

Fixation. — Nous avons eu recours aux seuls fixateurs osmiés.

Les meilleurs résultats furent incontestablement fournis par l'emploi de la vapeur d'osmium en solution à deux pour cent, qu'on laisse agir pendant une à trois minutes; on fait suivre un lavage intense à l'eau courante pendant une heure.

Coloration. — Nous nous sommes arrêtée à l'"Azanfärbung" d'après HEIDENHAIN (coloration à l'azocarmin, à l'orange G et au bleu d'aniline), dont les résultats dépassent sensiblement, en stabilité et en netteté, ceux que nous donnèrent précédemment les méthodes de MALLORY et de MANN.

2. Génèse.

Stade 1. — La formation que nous rapportons à la première ébauche spirocystique est constituée par une petite cupule ou sphérule de $1\ \mu$ environ, contenant un gros granule périphérique. L'exiguïté de la cellule (environ $5\ \mu$) et la grandeur relative du noyau (1) localisent souvent l'ébauche au contact de ce dernier; le fait cependant que, à côté d'ébauches contigües au noyau, nous en trouvons d'autres qui sont libres dans le cytoplasme, prouve que le contact éventuel entre ébauche et noyau n'implique pas une interdépendance de ces deux organites (fig. 1).

Stade 2. — Le granule s'accroît en tube spiralé vers l'intérieur de la cupule cylindrique à extrémités arrondies (fig. 2); en même temps que le nombre de spires augmente, la capsule s'allonge pour atteindre enfin le diamètre de la cellule.

Notre interprétation, suivant laquelle le stade 1 s'intègre dans la spirocystogénèse, découle des considérations suivantes: le stade 2, n'étant qu'un diminutif des stades suivants, est nécessairement précédé par un autre qui s'incorpore normalement dans la série. Il est clair qu'un tube de quelques spires sera précédé par un bâtonnet incurvé, ce dernier par un point et que l'origine d'une capsule croissant principalement en longueur se rapprochera d'un état sphérique, aspect qui correspond à ce que nous décrivions comme stade 1. Nulle part on ne trouve trace d'une génèse qui impliquerait la division

(1) Dans les frottis les cellules subissent souvent un aplatissement qui augmente leur diamètre apparent dans des proportions variables. Cet aplatissement retient surtout sur le noyau qui, de petite sphère compacte absorbant énergiquement le colorant, devient un disque irrégulier à structure hétérogène. Dans les frottis, mouillés (à l'eau de mer) avant la fixation, cette déformation se fait moins sentir. Nos descriptions sont essentiellement basées sur des cellules déprimées qui ont l'avantage de fournir des images plus claires sans que les ébauches en aient particulièrement souffert.

du stade 2 et, comme d'autre part, ce dernier se présente toujours avec des caractères de colorabilité tranchés, cela exclut une matérialisation progressive, sur une trame préformée et occulte (1).

Stade 3. — Ce stade comporte l'ensemble des étapes de l'évolution spirocystogénique caractérisé par le pliage de la capsule qui accompagne l'allongement des éléments de l'ébauche.

La croissance de la capsule se fait principalement en longueur, ainsi qu'il résulte de la comparaison des rapports largeur : longueur au stade 2 et à deux étapes du stade 3.

stade 2 (fig. 2) : $1 \mu : 5 \mu = 1/5$.

stade 3 (fig. 3) : $1,2 \mu : 12 \mu = 1/10$.

stade 3 (fig. 4) : $1,5 \mu : 25 \mu = 1/16$.

La taille limite de la capsule à ce stade est en moyenne de 25μ , ce qui est d'une dizaine de μ en dessous de la taille moyenne atteinte par la capsule au terme de son accroissement.

Parallèlement à la capsule, le tube spirocystique s'allonge, sans augmenter son calibre ($0,5 \mu$ de diamètre), ce qui se manifeste par une augmentation proportionnelle du nombre de spires, lequel n'atteint pas, lui non plus, son maximum. Au stade limite, nous comptons environs 25 spires.

Eu égard à l'allongement considérable de la capsule, il conviendrait que la cellule se modelât sur cette dernière, à moins qu'elle n'augmentât exagérément de volume, ce qui ne correspond pas à la réalité (la cellule atteint une dizaine de μ pour une capsule de 25μ). Dans ces conditions, c'est la capsule qui se soumet aux exigences spatiales en se pliant. En effet, à partir du stade 3 on assiste à un pliage caractéristique de la capsule spirocystique. On trouve des capsules à coude unique et large, d'autres à coude en épingle à cheveux, les branches étant égales dans les deux cas, d'autres enfin qui offrent deux coudes dont les branches libres, sensiblement égales, se croisent ou se superposent (fig. 3 et 4).

Stade 4. — C'est le dernier stade d'accroissement proprement dit, qui comporte avant tout un élargissement de la capsule et, subsidiairement, l'allongement définitif de la capsule et du tube qu'il contient.

L'élargissement de la capsule résulte de la comparaison des chiffres suivants, traduisant les rapports largeur : longueur.

(1) Nous signalons cependant deux cas contigus d'une même préparation, où le tube spiralé au stade 2 était particulièrement mince et en fantôme. La présence d'une capsule normale exclut la thèse d'une matérialisation progressive; nous mettons ces images sur le compte de la technique.

Stade 3 ultime (fig. 4) : $1,5 \mu : 25 \mu = 1/16$.

Stade 4 (fig. 5) : $3 \mu : 35 \mu = 1/11$.

Au terme de son accroissement en longueur, la capsule, envahissant presque entièrement la cellule de 14μ de diamètre, atteint une moyenne de 35μ de long.

L'accroissement du tube accompagne l'accroissement capsulaire ; les spires, touchant la paroi capsulaire, s'élargissent.

Stade 5. — A partir de maintenant on assiste à une modification de la constitution matérielle des parois de la capsule et du tube, modification qui se reflète dans la perte des propriétés tinctoriales.

Ce n'est qu'en dernier lieu (1) que la capsule se redressera, rompant probablement sa cellule. Nous arrivons ainsi au spirocyste adulte qui gagne la surface (fig. 6).

3. Caractère de colorabilité par l'azocarmin et le Mallory.

Dans le spirocyste adulte, comme dans les ébauches, il convient de distinguer entre le contenant et le contenu.

Dès le début (stade 1), on distingue la paroi capsulaire par son affinité pour le bleu (bleu d'aniline ou bleu de méthyle), caractère qui se maintient jusqu'au stade 4 inclus. Au stade 5 on constate la perte totale de cette propriété.

Le tube a les mêmes propriétés que la paroi capsulaire : même affinité pour les colorants bleus et perte de ce caractère au stade 5 (2).

On peut donc en induire que tube et paroi capsulaire sont semblablement constitués ou que l'un n'est que la continuation de l'autre.

Le contenu du tube est rouge (azocarmin et fuchsine acide) dès le stade 1 ; il restera rouge jusqu'au stade adulte inclusivement.

Il n'en va pas de même pour le contenu capsulaire. Celui-ci, dès qu'on peut le déceler (stade 2), est rouge à des degrés variables. Nous trouvons des capsules rouges au point d'être opaques, d'autres dont le contenu est incolore (différenciation ?) ; à côté de ces deux extrêmes on trouve de nombreuses capsules qui laissent voir un tube

(1) Remarquons qu'on ne trouve jamais de capsules pliées en dehors de la cellule. Le pliage ne semble donc pas être un phénomène de croissance asymétrique, mais le résultat d'une coercition mécanique de la part de la cellule. Chez *Aiptasia mutabilis* GRAV., où le spirocyste étalé n'est pas beaucoup plus grand que le diamètre cellulaire, le pliage est à peine ébauché.

(2) Au stade 1, le bleu du tube ne tranche évidemment pas sur le bleu de la capsule dont le contenu n'est pas encore coloré.

rouge intense sur un fond rouge clair. Au stade 4, le rouge a complètement disparu : le fond apparaît en bleu. En réalité, le contenu de la capsule a perdu ses propriétés tinctoriales, ce qui fait apparaître la paroi capsulaire en bleu par transparence. Le contenu restera incolore jusqu'à l'état adulte.

4. *Dévagination prématurée.*

La génèse des spirocystes, telle que nous l'avons définie, comporte la croissance d'emblée interne du tube spiralé, les stades qui se rapportent à cette description sont relativement rares dans les préparations.

Bien plus fréquentes sont les images montrant le tube, pelotonné sur lui-même, en dehors de la capsule, mais en continuité directe avec elle (fig. 7 et 8).

Ces stades, observés avant nous (1), furent interprétés (MOROFF, 1911, DEHORNE, 1925, ...) comme s'intégrant normalement dans la spirocystogénèse. Leurs aspects sont semblables, toutes choses égales d'ailleurs, à ceux qui, dans la nématogénèse, sont bien connus sous le nom de "tubes externes". Or WEILL a insisté sur le fait, démontré expérimentalement par lui, que ce qui fut décrit comme tel chez les nématocystes avait la signification d'ébauches dévaginées prématurément. Des observations personnelles nous ont permis de vérifier les assertions de cet auteur.

L'observation *in vivo* des ébauches spirocystiques est trop défavorable pour que nous ayons pu leur appliquer avec succès un traitement expérimental.

Notre interprétation se superpose cependant à celle de WEILL qui se rapporte aux nématocystes : les tubes externes des spirocystes sont des tubes précocement dévaginés. C'est que, en effet, on trouve des tubes internes et des tubes externes à tous les stades de la génèse. Si ces faits sont susceptibles d'une double inter-

(1) Les auteurs n'ont toutefois pu faire la discrimination entre la capsule et le tube, probablement en raison de la minime différence de calibre entre ces deux formations. Notons que, en se dévaginant, le tube augmente sensiblement de calibre. Il convient aussi de noter que les auteurs, ayant travaillé sur des coupes, ils ont eu affaire à des ébauches entièrement intracellulaires peu propices à l'analyse des détails. Par contre, dans les frottis, la cellule étant souvent détruite, la lecture des images d'ébauches ainsi libérées (fig. 8) est beaucoup plus commode : de telles ébauches montrent clairement la distinction entre la capsule et le tube, les rapports de continuité de ces deux formations et l'unité d'un tube fortement entortillé, détails qui n'apparaissent que rarement dans des capsules restées intracellulaires (fig. 7).

prétation dont l'une admettrait la rentrée des tubes à un moment quelconque de la génèse, nous croyons cependant que l'autre interprétation doit prévaloir : celle qui admet une génèse essentiellement intracapsulaire du tube. Cette interprétation est plus logique d'abord, car il est difficile d'imaginer une croissance tantôt essentiellement intra- tantôt essentiellement extracapsulaire, suivant les caprices du tube. De plus, notre interprétation est conforme aux données établies antérieurement pour les nématocystes.

Nous précisons qu'il s'agit en l'occurrence d'un phénomène de dévagination. Pareils aux tubes des spirocystes adultes éclatés, les tubes externes des ébauches sont en continuité directe avec la paroi capsulaire. Ce fait d'observation est corroboré par la continuité des contenus de la capsule et du tube, qui se présentent sous forme de gouttelettes variablement allongées, colorées en rouge par les réactifs employés (fig. 7 et 8). Il s'accorderait mal avec la protrusion directe du tube qui, en sortant de sa capsule, devrait rompre ses connexions apicales.

5. Conclusions. *Le parallélisme nématogénèse-spirocystogénèse.*

Nous avons vu que, aux caractères de colorabilité près, il y a concordance parfaite entre les spirocystes et les nématocystes adultes. Par ce que l'on connaît de la nématogénèse (et nous étudierons ce cas dans un travail ultérieur) et ce que nous avons montré pour la spirocystogénèse, nous pouvons affirmer que, là encore — et aux détails près — la concordance est parfaite.

Les différences que manifestent les adultes retentissent sur leur génèse : colorabilité des ébauches, organisation d'une armature. La seule particularité de la spirocystogénèse est la manifestation d'une croissance disharmonique : croissance essentielle en longueur, suivie d'une croissance essentielle en largeur.

C. — Résumé.

1. La spirocystogénèse est un phénomène de croissance progressive à partir d'une ébauche sphérique cytoplasmique, indépendante du noyau.

2. La toute première ébauche comporte les éléments de la formation adulte : la capsule et son futur tube, reconnaissables par leurs affinités distinctives pour les colorants.

3. Différant en cela de la nématogénèse, l'accroissement du spirocyste est disharmonique : allongement suivi d'élargissement.

4. Lorsque l'ébauche atteint en longueur le diamètre cellulaire, elle se plie. Ce pliage est à peine ébauché chez les espèces à petites capsules et paraît donc conditionné par les exigences spatiales. Le pliage est un phénomène mécanique, il n'est pas dû à une croissance asymétrique.

5. L'arrêt de la croissance est marqué par la perte de la colorabilité du contenu capsulaire d'abord, des parois de la capsule et du tube ensuite.

6. Les descriptions erronées de la spirocystogénèse comme de la nématogénèse reposent en partie sur des aspects de dévagination précoce.

7. L'homologie entre la spirocystogénèse et la nématogénèse est manifeste ; les seules particularités de la spirocystogénèse relèvent de la colorabilité (cf. adulte) et de la croissance disharmonique. Ces différences, ajoutées à celles que manifestent les adultes, rendent souhaitable le maintien de la distinction entre les deux "cnides" (WEILL).

Bibliographie.

- DEHORNE A., 1925. — Sur la génèse des spirocystes de *Cylista undata* MÜLL. C. R. Soc. Biol. Paris, XCIII, 1610-11.
- GARDINER J. S., 1900. — On the Anatomy of a supposed new Species of *Coenopsammia* from Lifu. Willey Zool. Res., IV, 357-380, 1 pl.
- MATTHAI G., 1914. — A revision of the recent colonial *Astraeidae* possessing distinct corallites. Trans. Linn. Soc. London, (2) XVII, 1-140, 38 pl.
- MOROFF Th., 1909 — Entwicklung der Nesselzellen bei *Anemonia*. Ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns. Arch. f. Zellfg., IV, 142-161.
- WEILL R., 1934. — Contribution à l'étude des Cnidaire et de leurs nématocystes. Trav. Stat. Zool. Wimereux, X, 1-700.
-

LÉGENDE DE LA PLANCHE

Fixation : vapeur d'osmium ; coloration : azocarmin-bleu d'aniline.

Grossissement des figures : 4.000.

- Fig. 1. — Ébauche initiale de la capsule bleue contenant l'ébauche excentrique rouge du futur tube. Noyau fort déprimé touchant l'ébauche.
- Fig. 2. — Stade 2. Capsule droite à tube spiralé : tube rouge, contenu capsulaire rouge, parois bleues.
- Fig. 3. — Stade 3, Début du pliage de l'ébauche. Tube rouge, contenu capsulaire rouge, parois bleues
- Fig. 4. — Stade 3, fin. Allongement de l'ébauche, sans élargissement ; augmentation du nombre des spires ; le pliage peut avoir l'allure représentée par la figure 5 ; coloration comme ci-dessus.
- Fig. 5. — Stade 4. Accroissement maximal, comportant l'élargissement de la capsule et des spires ; contenu du tube rouge, contenu capsulaire incolore ; paroi du tube et de la capsule bleues. Noyau invisible.
- Fig. 6. — Spirocyste adulte. Capsule redressée ; contenu du tube rouge, contenu capsulaire incolore, parois du tube et de la capsule incolores (la perte de la colorabilité précède le redressement du spirocyste).
- Fig. 7 et 8. — Deux aspects de la dévagination précoce de capsules immatures correspondant au stade 3 (contenu encore coloré en rouge par l'azocarmin). Fig. 7, décharge intracellulaire (décharge due à la fixation) ; fig. 8, décharge avec rupture de la cellule qui ne laisse plus de trace (décharge due au frottis). N. B. — Le contenu (moniliforme pour la figure 8) du tube dévaginé provient évidemment de la capsule, le contenu primitif du tube non inversé ayant été déversé dans la cellule ou dans le milieu lors de la dévagination.

